

И. К. Киршин, Г. С. Стефанович

КРИТИЧЕСКАЯ И ОПТИМАЛЬНАЯ ДЛИНА ФОТОПЕРИОДА ДЛЯ ПРОХОЖДЕНИЯ КОРОТКОДНЕВНОЙ И ДЛИННОДНЕВНОЙ ФАЗ ИНДУКЦИИ ЦВЕТЕНИЯ КОСТРА БЕЗОСТОГО В ГОД ПОСЕВА

Переход растений в генеративное состояние в соответствии с принципом эколого-физиологической стадийности (Klebs, 1918; Лысенко, 1952; Сабинин, 1963; Salisbury, 1963) происходит после завершения в них подготовительных или индуктивных процессов, связанных, главным образом, с влиянием фотопериодического фактора. Однолетние яровые растения действие этого фактора начинают воспринимать сразу после всходов или после прохождения ювенильной фазы, а озимые однолетние, двулетние и многолетние растения — после завершения яровизации, протекающей, как было раньше показано (Лысенко, 1952; Разумов, 1961), под влиянием пониженной температуры.

Основная масса исследованных растений относится к трем фотопериодическим группам: длиннопериодным, короткопериодным и нейтральным, зацветающим после воздействия соответственно длинного, короткого или любого фотопериода. Сравнительно недавно выделены еще четыре фотопериодические группы растений: стенофотопериодические, амфиотопериодические, длинно-короткопериодные и коротко-длиннопериодные. Эти группы пока не многочисленны (Аксенова, Баврина, Константинова, 1973). Они комплектуются по результатам изучения новых объектов (Sachs, 1956, 1959; Chouard, 1957; Wellensiek, 1960; Thomas, 1961; Salisbury, 1963; Mathon, 1970, 1972—1973; Чайлахян, Янина, Фролова, 1970), детального исследования фотопериодизма растений, отнесенных ранее к трем основным фотопериодическим группам (Kopetz, 1956; Salisbury, 1963), или изучения влияния длины дня в период яровизации у зимующих растений (Mc. Kinney, Sando, 1935; Goot, Gregory, Purvis, 1955; Evans, 1964; Киршин, 1970, 1974; Киршин, Стефанович, Жук, 1973; Никифоров, 1974).

Длиннопериодные и короткопериодные растения способны переходить в генеративное состояние и цвести при выращивании в ши-

роких пределах длины дня. У первых нижний предел длины фотопериода в зависимости от географических и экологических условий в местах происхождения видов, популяций и сортов составляет 12—16 *час.* в сутки. При длине дня ниже этого критического предела растения не цветут. Верхнего предела длины фотопериода нет: быстрее всего они развиваются при круглосуточном освещении. У вторых имеется два критических предела длины фотопериода: нижний — от нескольких минут до 5 *час.* и верхний — от 13 до 15 *час.* в сутки. При более продолжительном фотопериоде растения не переходят в генеративное состояние (качественная реакция) или зацветают позднее (количественная реакция).

Костер безостый, как и многие другие виды многолетних луговых злаков, обитающие в северных и умеренных широтах, по результатам прежних исследований, проводимых с побегами, завершающими яровизацию в осенне-зимних условиях, был отнесен к фотопериодической группе длиннопневных растений (Watkins, 1940; Allard, Evans, 1941; Sprague, 1948). Экспериментируя с клонами разного географического происхождения (Allard, Evans, 1941), с клонами, взятыми с поля в теплицу в разные сроки на протяжении осени (Gall, 1947; Newell, 1951), или с разными по скороспелости сортами костра безостого, исследователи задавали градации длины фотопериода от 10 до 18 *час.* В таких опытах и была установлена критическая длина дня для перехода костра безостого в генеративное состояние: от 12 до 16 *час.* У популяций более южного происхождения и у скороспелых сортов она оказалась ниже, чем у северных популяций и позднеспелых сортов. С увеличением в эксперименте длины фотопериода увеличивалось количество генеративных побегов, ускорялся процесс их развития, возрастала высота травостоя и урожай. Оценка развития растений по этим признакам показала, что оптимальной длиной фотопериода для костра безостого является 17—18 *час.*

Однако в этих фотопериодических опытах костер безостый не переходил в генеративное состояние на длинном дне (ДД), если растения для эксперимента брали с поля в августе и сентябре или сеяли в теплице семенами (Gall, 1947; Newell, 1951). В поле при весеннем посеве костер безостый в первый год жизни формирует травостой, состоящий, в основном, из удлиненных вегетативных побегов. Эти факты объясняются наличием в цикле развития побегов процесса яровизации, который у озимых и полуюзимых растений протекает в осенних условиях.

Ньюэл (Newell, 1951), Мак Кэй и Данн (Mac Kay, Dunn, 1957), выращивая костер безостый в теплице, в начальный период развития подвергали его воздействию короткого зимнего дня, а затем переводили растение на режим ДД. В этом варианте образовалось много генеративных побегов. В. Ф. Корякина (1959, 1964), В. П. Коробов (1968) и И. К. Киршин (1967, 1970) костер безостый сеяли весной и при появлении всходов или спустя некоторое время в течение 30—40 дней выращивали на КД. После воздей-

ствия в условиях естественного длинного дня (ЕДД) растения переходили в генеративное состояние и выколашивались на первом году жизни, в то время как при постоянном выращивании на ДД колосились лишь единичные растения.

На основании этих данных и по результатам более детальных исследований (Киришин, 1972а, 1972б, 1974; Стефанович, 1973, 1975; Киришин, Жук, 1975; Киришин, Стефанович, Жук, 1973) костер безостый мы отнесли к фотопериодической группе коротко-длиннодневных растений. В опытах была установлена продолжительность короткодневной и длиннодневной фаз индукции цветения, длительность ювенильной фазы в зависимости от условий роста растений, выяснена связь короткодневной фазы индукции цветения с ростом стебля и другие вопросы. Для прохождения короткодневной фазы индукции цветения мы применяли воздействие 10-часового дня. Такой же фотопериод был в опытном варианте у Коробова (1968) и у Романовой, Василискова (1973, 1974). Корякина (1919) применяла 12-часовой фотопериод.

Короткодневные и длиннодневные растения, как уже отмечено, могут переходить к цветению при длине дня, изменяющейся в определенных пределах. Для индукции цветения таких растений существует критическая длина дня. У одного объекта (*Cestrum posticum*), принадлежащего к фотопериодической группе длинно-короткодневных растений, Сакс (Sachs, 1956) установил критическую длину фотопериода для прохождения как длиннодневной, так и короткодневной фаз индукции цветения. Д. А. Долгушин и О. А. Никифоров (1968) показали предел длины КД, обеспечивающий возможность яровизации озимой пшеницы.

Очевидно, и коротко-длиннодневное растение костер безостый короткодневную и длиннодневную фазы индукции цветения должен проходить в определенных пределах соответственно короткого и длинного фотопериодов. Для выяснения этого вопроса в 1972 и 1973 гг. мы проводили вегетационные опыты, результаты которых излагаются и обсуждаются в настоящей статье.

Методика. Объект исследования — костер безостый (*Bromus inermis* Leyss.), сорт Свердловский 38. Растения выращивали в больших глиняных вазонах на светло-серой слабоподзолистой почве. Брели ее с земельного участка ботанического сада весной, просеивали через грохот, смешивали перед набивкой сосудов с торфом в отношении 3:1. В каждый сосуд вносили минеральное удобрение из расчета 0,15 г N, 0,10 г P₂O₅ и 0,10 г K₂O на 1 кг почвы в виде мочевины, суперфосфата и азотнокислого калия или хлористого калия. Влажность взятой почвы была 23—25%, полная влагоемкость — 75% на абсолютно сухой вес. В течение вегетации влажность почвы поддерживалась поливом на уровне 60—80% от полной влагоемкости. Во время дождей почва перемачивалась, но это не оказывало вредного влияния на растения.

В 1972 г. семена высевали в пикировочные ящики 12 мая. Всходы появились 19 мая. 23 мая проростки пересадили в картон-

ные стаканчики с почвой, поставили в холодный парник, где они росли в условиях ЕДД в течение двух недель. 6 июня в фазе двух полностью развернувшихся листьев растения с ненарушенным комом земли пересадили в вазоны по 10 шт. Вазоны с растениями до конца вегетации находились на открытой площадке.

В 1973 г. семена высевали 15 мая непосредственно в сосуды. Всходы появились 25 мая. Растения до 15 июня в течение 3 недель росли при ЕДД.

Оба опыта проводились по одной схеме. После 2-недельного (1972) и 3-недельного (1973) выращивания растений на ЕДД сосуды распределяли на две серии. В одной серии изучалось влияние длины фотопериода во время прохождения короткодневной фазы индукции цветения. В опыте 1972 г. растения в течение 4 недель, с 6 июня по 4 июля, получали воздействие 10-, 11-, 12-, 13-, 14- и 15-часового фотопериода, после чего были переведены в условия ЕДД. В 1973 г. растения в течение 2 недель, с 15 по 29 июня, находились под воздействием 7-, 8-, 9-, 10-, 11-, 12-, 13-, 14-, 15-, 16- и 17-часового фотопериода, после чего часть сосудов переводилась на ЕДД, другая оставалась в тех же фотопериодических условиях. Контрольные растения во время прохождения короткодневной фазы индукции цветения росли при ЕДД.

Во второй серии изучалось влияние длины фотопериода во время прохождения длиннодневной фазы индукции цветения. В 1972 г. растения в течение 4 недель, с 6 июня по 4 июля, выращивались при 10-часовом дне, за это время они проходили короткодневную фазу индукции цветения. Затем в течение 2 недель, с 4 по 18 июля, растения получали воздействие 11-, 12-, 13-, 14- и 15-часового фотопериода и ЕДД. В 1973 г. растения для прохождения короткодневной фазы индукции цветения с 15 до 29 июня выращивались при 10-часовом дне, затем в течение 2 недель, с 29 июня по 13 июля, находились под воздействием 11-, 12-, 13-, 14-, 15-, 16-, 17-часового фотопериода и ЕДД. 13 июля часть растений была возвращена в условия 10-часового фотопериода, чтобы определить, завершилась ли длиннодневная фаза индукции цветения, а вторая часть оставлена до конца вегетации при тех же фотопериодических условиях.

Необходимая длина фотопериода создавалась путем накрытия сосудов с растениями большими ящиками-затемнителями. Для каждого варианта было рассчитано время накрывания (вечером) и открывания (утром). При этом середина фотопериода приходилась на 13 час.

Повторность каждого варианта по сосудам 3-кратная, по растениям 18-кратная. Запасные растения выкапывали при сменах фотопериодического режима и через 1 и 2 недели после прекращения воздействия длины дня для прохождения длиннодневной фазы индукции цветения. В последний срок были удалены все запасные растения. У этих растений учитывали количество листьев на главном побеге (полностью развернувшихся, расту-

щих и зачаточных), состояние конуса нарастания и междоузлий стебля главного побега.

У растений, отмеченных для наблюдения, регистрировали даты наступления фаз колошения и цветения главного побега, определяли количество образовавшихся на нем листьев и количество генеративных побегов в сосуде. Учитываемые и расчетные результаты признаки образованы методом дисперсионного анализа по алгоритмам для 1-факторного или 2-факторного дисперсионного комплексов (Плохинский, 1967).

Результаты исследований. В опыте 1972 г. воздействие фотопериодическим фактором для прохождения короткодневной фазы индукции цветения было начато 6 июля, когда у растений полностью развернулся 2-й лист. По окончании воздействия, т. е. в момент перевода в условия ЕДД, у растений во всех вариантах полностью развернулся 6—7-й лист на главном побеге и образовались по 2—3 побега второго порядка. При воздействии 14- и 15-часовыми фотопериодами и ЕДД (контроль) листовые пластинки во влагалища листьев были более длинными. В условиях ЕДД у главного побега начался рост нижнего междоузлия стебля, расположенного над узлом 4-го листа. Во всех вариантах конус нарастания главного побега находился в вегетативном состоянии в фазе 13—15 пластохрона.

Через 2 недели после перевода в условия ЕДД растения, получавшие воздействие 10—14-часовых фотопериодов, перешли в генеративное состояние. У всех просмотренных растений образовалось зачаточное соцветие. После воздействия с 6 июня по 4 июля 15-часового дня и ЕДД среди просмотренных растений не оказалось ни одного зачаточного соцветия, но у главного побега был уже очень хорошо выражен рост стебля.

Дальнейшее развитие растений во всех вариантах шло одинаково. Фаза колошения и цветения главного побега отмечена примерно в одно и то же время. Среднее число дней от всходов до появления верхушки метелки из влагалища последнего листа изменялось по вариантам опыта от 80 до 84 дней, количество образовавшихся листьев на главном побеге составляло в опытных вариантах 14—15 (табл. 1). В контрольном варианте на главном побеге у выколосившихся растений образовалось в среднем 12 листьев. Таких растений оказалось всего 26%. Это были яровые формы, не нуждавшиеся в воздействии КД.

Такие же яровые формы были и в опытных вариантах. При воздействии коротких фотопериодов они не могли проявиться. В условиях КД развитие их задерживалось, среднее число листьев на главном побеге составляло 15—16.

Из табл. 1 видно, что после воздействия 10—14-часовыми фотопериодами выколосилось значительно больше растений. После воздействия 15-часовым фотопериодом в генеративное состояние перешло 66% растений и в среднем на сосуд образовалось 6 генеративных побегов. Во всех этих вариантах выколосилась, таким

образом, часть побегов второго порядка. Больше всего генеративных побегов образовалось после воздействия 13-часового дня.

Таким образом, при всех испытанных в этом опыте грациях длины дня растения костра безостого могли проходить короткодневную фазу индукции цветения. Больше всего растений выколосилось после воздействия 13-часовым фотопериодом. Растения в этом варианте развивались немного быстрее. Поэтому 13-часовой

Таблица 1

Влияние длины дня в короткодневную фазу индукции цветения на развитие костра безостого в год посева (опыт 1972)

| Длина фотопериода, час | Число дней от всходов до ко- лошения глав- ного побега | Кол-во | | |
|------------------------------------------|-----------------------------------------------------------------|-----------------------------------|-------------------------------|-------------------------------------------------|
| | | листьев на главном по- беге | выколосившихся растений, % | генеративных побегов в сред- нем на сосуд |
| 10 | 82 | 15 | 86 | 15,3 |
| 11 | 82 | 15 | 73 | 17,3 |
| 12 | 80 | 15 | 93 | 18,3 |
| 13 | 80 | 16 | 100 | 23,0 |
| 14 | 84 | 15 | 73 | 9,6 |
| 15 | 82 | 14 | 66 | 6,0 |
| ЕДД ¹ | 82 | 12 | 26 | 1,3 |
| Влияние фактора, % | 15 | 24 | 67 | 82 |
| F _{факт} ² | 2,1* | 2,6* | 5,7*** | 10,5*** |

¹ Долгота дня в начале воздействия (6 июня) 17 час. 34 мин., в конце воздействия (4 июля) — 17 час. 40 мин., 20 — 26 июня — 17 час. 50 мин.

² В этой и следующих таблицах, в подписи к рисунку достоверность критерия Фишера F_{факт} обозначена звездочками: * — при уровне значимости 5%, ** — 1%, *** — 0,1%.

фотопериод можно считать оптимальным для прохождения короткодневной фазы индукции цветения.

Значительное количество растений выколосилось и зацвело после воздействия как 10-, так и 15-часового фотопериода. Эти крайние градации, очевидно, нельзя считать критическими пределами. Поэтому в 1973 г. опыт был проведен при большем числе грааций фотопериодического фактора.

В этом опыте растения после появления всходов в условиях ЕДД выращивались в течение 3 недель. За этот срок, по нашим прежним наблюдениям, должна была завершиться ювенильная фаза развития главного побега. На протяжении всего периода выращивания при ЕДД стояла исключительно теплая солнечная погода и растения росли очень быстро. В момент перевода в фотопериодические условия для прохождения короткодневной фазы индукции цветения (15 июня) большая часть растений имела по

4 развернувшихся листа. Уже было заметно удлинение нижнего междоузлия и образовалось по 2 побега второго порядка.

Очень быстро растения росли и во второй половине июня. К моменту окончания двухнедельного фотопериодического воздействия (29 июня) на главном побеге развернулся 6—7-й лист, достаточно выросли и побеги второго порядка. В вариантах воздействия 16—17-часовыми фотопериодами и ЕДД у главного побега очень хорошо был выражен стебель, у него уже был завершен рост двух нижних междоузлий.

Главный побег растений с растущим стеблем, как было нами раньше показано (Киршин, 1972б; Киршин, Стефанович, Жук,



Влияние длины дня в короткодневную фазу индукции цветения на генеративное развитие кисты безостого в год посева (опыт 1973)

Растения после всходов 3 недели росли на ЕДД, затем в течение 2 недель подвергались воздействию различного фотопериода, продолжительность которого показана на оси абсцисс, после чего развивались в условиях ЕДД. По оси ординат — количество образовавшихся генеративных побегов в среднем на сосуд. Влияние фактора 82%, $F_{\text{факт}} = 10,6 ***$.

критический предел — меньше 7 критический предел — меньше 7 короткодневная фаза индукции цветения благополучно завершилась у многих побегов.

В табл. 2 представлены данные о количестве образовавшихся генеративных побегов при воздействии разными фотопериодами во время прохождения короткодневной фазы индукции цветения с 15 по 29 июня в сравнении с постоянным выращиванием растений при соответствующей длине дня. Из таблицы видно, что, хотя количество генеративных побегов уменьшилось с увеличением длины фотопериода при 2-недельном воздействии этого фактора, оно при критической длине дня было больше, чем при постоянном выра-

1973), не воспринимает индуктивных условий КД и в дальнейшем при ЕДД развивается как удлиненный вегетативный. Это же самое мы наблюдали в опыте 1973 г. После двухнедельного воздействия различных фотопериодов, начатого у части растений уже при растущем стебле, в условиях ЕДД колошение главного побега было лишь у единичных растений. Зато во всех вариантах выколосились и зацвели побеги второго порядка. Общее количество образовавшихся генеративных побегов в среднем на сосуд по вариантам опыта показано на рисунке.

Как видно на рисунке, оптимальная длина фотопериода для прохождения короткодневной фазы индукции цветения побегов, как и в опыте 1972 г., — 12—13 час. Верхним критическим пределом длины дня этой фазы является 16-часовой день, а нижний

щивании растений в этих условиях. При этом в вариантах воздействия 15- и 16-часовым, как и 17-часовым фотопериодом и ЕДД, в год посева колосились лишь единичные растения — яровые формы.

Таким образом, фотопериодическое воздействие как оптимального, так и критического фотопериодов для первой фазы индукции цветения должно быть временным. Для перехода в генеративное состояние и нормального развития генеративных побегов растения после этого воздействия должны находиться в условиях ДД.

Таблица 2

Изменение количества генеративных побегов, образовавшихся в первый год жизни (среднее на сосуд), в зависимости от длины фотопериода и продолжительности воздействия во время прохождения короткодневной фазы индукции цветения (опыт 1973)

| Продолжительность воздействия (В) | Длина фотопериода, час. (А) | | | | | | |
|-----------------------------------|-----------------------------|------|------|-----|-----|-----|------------------|
| | 12 | 13 | 14 | 15 | 16 | 17 | ЕДД ¹ |
| Две недели | 24,6 | 23,3 | 13,3 | 8,6 | 5,6 | 2,0 | — |
| До конца вегетации | 0 | 0 | 0 | 2,6 | 1,6 | 1,0 | 1,6 |

Влияние факторов, %: $X=89$, $A=89$, $B=0$; $F_x = 12^{***}$; $F_A = 26^{***}$.

¹ Долгота дня в начале воздействия (15 июня) — 17 час. 46 мин., в конце двухнедельного воздействия (26 июня) — 17 час. 48 мин., 1 сентября — 14 час. 00 мин.

Влияние длины фотопериода в длиннодневную фазу индукции цветения изучали у растений, завершивших в процессе предварительного выращивания на 10-часовом дне короткодневную фазу этого процесса. В 1972 г. в момент перевода растений в индуктивные условия для длиннодневной фазы (4 июля) растения имели 6—7 полностью развернувшихся листьев на главном побеге и по 2—3 побегу второго порядка. Конус нарастания главного побега был в вегетативном состоянии.

Через две недели воздействия 11-, 12-, 13- и 14-часовым фотопериодом общий габитус куста не изменился по сравнению с исследованием 4 июля: растения оставались в состоянии укороченных побегов. На главном побеге в это время было уже по 8—10 полностью развернувшихся листьев, конус нарастания, оставаясь в вегетативном состоянии, находился в фазе 16—17 пластохрона. При воздействии 15-часового дня и ЕДД у главного побега начался рост междоузлий стебля, конус нарастания превратился в зачаточное соцветие. Таким образом, если индукцию цветения оценивать по состоянию конуса нарастания побегов, то оно произошло лишь под воздействием 15-часового фотопериода и ЕДД.

18 июля растения всех вариантов были переведены в условия ЕДД. Как видно из табл. 3, раньше всего выколосились растения, проходившие длиннодневную фазу индукции цветения при ЕДД. Несколько позднее, в среднем через 90 дней после появления всходов, вступили в фазу колошения растения, подвергавшиеся воздействию 15-часовым фотопериодом. В остальных вариантах перешла в генеративное состояние и выколосилась в конце августа — начале сентября со значительным опозданием по сравнению с

Таблица 3

Влияние длины дня в длиннодневную фазу индукции цветения на развитие костра безостого в год посева (опыт 1972)

| Длина фотопериода, час. | Число дней от всходов до колошения главного побега | Кол-во | | |
|-----------------------------|----------------------------------------------------|---------------------------|----------------------------|-----------------------------------------|
| | | листьев на главном побеге | выколосившихся растений, % | генеративных побегов в среднем на сосуд |
| 11 | 108 | 18 | 40 | 4,7 |
| 12 | 110 | 19 | 33 | 3,0 |
| 13 | 102 | 19 | 47 | 2,6 |
| 14 | 106 | 20 | 53 | 7,3 |
| 15 | 90 | 18 | 100 | 16,3 |
| ЕДД ¹ | 77 | 15 | 90 | 17,3 |
| Влияние фактора, % | 82 | 57 | 27 | 60 |
| F _{факт} | 4,2*** | 8,4*** | 6,2*** | 3,4** |

¹ Долгота дня в начале воздействия (4 июля) 17 час. 40 мин, 1 сентября 14 час. 00 мин.

рассмотренными выше вариантами лишь часть растений. Генеративных побегов образовалось мало, они имели укороченный стебель, соцветие у них так и не вышло полностью из влагалища последнего листа.

Задержка фазы колошения растений после воздействия 11—14-часовым фотопериодом, образование большого количества листьев на главном побеге (табл. 3) и отмеченное выше вегетативное состояние, в котором конус нарастания главного побега находился в момент окончания фотопериодических воздействий, показывают, что длиннодневная фаза индукции цветения в этих вариантах началась уже после перевода растений в условия ЕДД. Из этого следует, что при 11-, 12-, 13- и 14-часовых фотопериодах длиннодневную фазу индукции цветения растения проходить не могут. Критической длиной фотопериода для ее прохождения оказывается 15 час., а оптимальной — естественная долгота дня в середине лета.

В опытах 1973 г. растения в условиях 10-часового фотопериода выращивались до 29 июня. В момент завершения короткодневной фазы индукции цветения они были достаточно развитыми: на глав-

ном побеге было по 6—7 полностью развернувшихся листьев, укороченные побеги второго порядка имели от 1 до 4 листьев. У главного побега, как отмечалось при изложении результатов первой серии, еще к началу индуктивного воздействия для первой фазы уже начался рост стебля. Эти побеги не воспринимали воздействия короткого дня как индуктивного фактора для прохождения короткодневной фазы индукции цветения, поэтому они не могли проходить и длиннодневной фазы этого процесса. После воздействия ЕДД главный побег выколосился лишь у 4 растений из 18. У остальных растений он развивался как удлинённый вегетативный. Влияние длины фотопериода для прохождения длиннодневной фазы индукции цветения в этом опыте оценивается только по количеству образовавшихся генеративных побегов.

Из табл. 4 видно, что после 2-недельного воздействия 11-, 12-, 13- и 14-часовых фотопериодов при последующем выращивании растений на 10-часовом дне не образовалось ни одного генеративного побега. Растения до осени оставались в состоянии укороченных вегетативных побегов. Начавшийся при ЕДД к 15 июня рост стебля главного побега сразу же прекратился после перевода в эти фотопериодические условия. После воздействия более продолжительными фотопериодами (15—17 час. и ЕДД) индукция цветения завершилась у части побегов. Количество образовавшихся генеративных побегов увеличивалось по этим вариантам опыта от 1,0 до 4,6 (табл. 4). Эти данные согласуются с результатами опыта 1972 г. Они показывают, что критическая длина фотопериода для длиннодневной фазы индукции цветения костра безостого составляет 15 час. в сутки.

При выращивании на 11-, 12-, 13- и 14-часовом дне на протяжении всего периода от завершения короткодневной фазы индукции цветения до осени растения также оставались в вегетативном состоянии. При 15-, 16- и 17-часовом, а также при ЕДД генеративных побегов образовалось больше, чем в соответствующих вариантах, где воздействие этими фотопериодами ограничивалось двумя неделями (табл. 4). Больше всего генеративных побегов (15,3 в среднем на сосуд) образовалось при выращивании растений с момента завершения короткодневной фазы индукции цветения до осени при ЕДД. С сокращением длины фотопериода до 15 час. количество генеративных побегов уменьшалось и снижалась высота травостоя.

Из этих данных следует, что длиннодневная фаза индукции цветения костра безостого может протекать при длине дня 15 и более часов, что согласуется с данными, полученными в опытах с перезимовавшими растениями. Оптимальным для этого процесса оказался ЕДД в середине лета. На широте места проведения опытов естественная долгота дня в первой половине июля составляет около 17,5 час., а с учетом сумерек около 20 час. При круглосуточном освещении, возможно, индукция цветения и процесс формирования генеративных побегов протекали бы быстрее.

У значительной части побегов длиннодневная фаза индукции цветения при благоприятном фотопериоде продолжалась больше 2 недель. Данные, представленные в правой колонке табл. 4, показывают, что как для прохождения этой фазы индукции цветения, так и для нормального формирования генеративных побегов и морфогенеза соцветия требуется более продолжительное воздействие длинного дня.

Таблица 4

Изменение количества генеративных побегов, образовавшихся в первый год жизни (в среднем на сосуд), в зависимости от длины фотопериода и продолжительности воздействия во время прохождения длиннодневной фазы индукции цветения (опыт 1973)

| Продолжительность воздействия (В) | Длина фотопериода, час. (А) | | | | | | | |
|-------------------------------------------------------------|-----------------------------|----|----|----|-----|-----|-----|------------------|
| | 11 | 12 | 13 | 14 | 15 | 16 | 17 | ЕДД ¹ |
| Две недели, после чего в условиях 10-часового дня | 0 | 0 | 0 | 0 | 1,0 | 3,3 | 4,6 | 4,0 |
| До конца вегетации . . | 0 | 0 | 0 | 0 | — | 5,6 | — | 15,3 |

Влияние факторов, %: $X=79$; $A=58$; $B=3$; $AB=18$; $F_x = 20^{***}$; $F_A = 14,3^{***}$; $F_B = 6,3^*$; $F_{AB}=3,3^{***}$

¹ Долгота дня в начале воздействия (29 июня) 17 час. 48 мин., в конце двухнедельного воздействия (13 июля) — 17 час. 24 мин., 1 сентября — 14 час. 00 мин.

Выводы. 1. Костер безостый обладает коротко-длиннодневной фотопериодической реакцией. Индукция цветения в год посева у него совершается в две фазы при последовательном произрастании растений в условиях короткого, а затем длинного дня.

2. Короткодневная фаза индукции цветения растений может протекать в широких пределах длины дня. Верхний критический предел составляет 16 час., нижний менее 7 час., а оптимальная длина дня равна 12—13 час.

3. Длиннодневная фаза индукции цветения растений может протекать только при длине дня 15 и более часов. Оптимальной для этой фазы индукции цветения и для морфогенеза генеративных побегов является длина фотопериода, соответствующая естественной долготе дня в середине лета.

4. У исследованного сорта костра безостого Свердловский 38 верхний критический предел длины дня для короткодневной фазы и нижний критический предел дня для длиннодневной фазы совпадают или даже заходят один за другой. Однако при выращивании на протяжении всего вегетационного периода при критиче-

ском фотопериоде, как и при ЕДД, основная масса растений в генеративное состояние не переходит. Это обстоятельство подтверждает правильность сделанного ранее вывода о принадлежности костра безостого к фотопериодической группе коротко-длинно-дневных растений.

ЛИТЕРАТУРА

- Аксенова Н. П., Баврина Т. В., Константинова Т. Н., 1973. Цветение и его фотопериодическая регуляция. М.
- Долгушин Д. А., Никифоров О. А., 1968. Особенности стадийного развития однолетних растений.—«Вопросы генетики, селекции и семеноводства», вып. 8, 225—243.
- Киршин И. К., 1967. Динамика роста и генеративного развития многолетних злаков. Автореф. докт. дис. Свердловск.
- Киршин И. К., 1970. Осенняя индукция цветения многолетних злаков.—«С.-х. биология», 5, № 6, 829—835.
- Киршин И. К., 1972а. Значение фотопериодического фактора для формирования генеративных побегов у луговых злаков.—«С.-х. биология», 7, № 5, 699—706.
- Киршин И. К., 1972б. Генеративное развитие растений костра безостого.—«Научн.-техн. бюл. Всес. селекц.-генет. ин-та», вып. 20, 21—26.
- Киршин И. К., 1974. Особенности индукции цветения костра безостого.—В сб.: Доклады на секции «Биологические и физиологические аспекты интенсификации лугопастбищного хозяйства» 12 Международного конгресса по луговодству, 133—138. М.
- Киршин И. К., Жук М. И., 1975. Возможность генеративного развития растений костра безостого на первом году жизни в ответ на фотопериодическое воздействие.—В сб.: Индукция цветения и морфогенез монокарпических побегов травянистых поликарпических растений, 35—50. Свердловск.
- Киршин И. К., Стефанович Г. С., Жук М. И., 1973. Длина дня как экологический фактор перехода к цветению костра безостого.—«Экология», № 5, 52—60.
- Коровов В. П., 1968. Влияние условий освещения на рост и развитие костра безостого.—Сб.: аспирантских работ Всес. ин-та кормов, 44—50. М.
- Корякина В. Ф., 1959. Некоторые особенности роста и развития многолетних злаков в зависимости от светового режима.—В сб.: Рост растений, 335—336. Львов.
- Корякина В. Ф., 1964. Особенности роста и развития многолетних кормовых растений. М.—Л.
- Лысенко Т. Д., 1952. Стадийное развитие растений. Работы по теории стадийного развития и яровизации сельскохозяйственных растений. М.
- Никифоров О. А., 1974. Особенности прохождения вегетирующими растениями начальных этапов развития. Автореф. докт. дис. Л.
- Плохинский Н. А., 1967. Алгоритмы биометрии. М.
- Разумов В. И., 1961. Среда и развитие растений. Л.—М.
- Романова Л. В., Василисков В. Ф., 1973. Развитие костра и содержание эндогенных регуляторов роста в нем при различных фотопериодах.—«С.-х. биология», 8, № 2, 267—270.
- Романова Л. В., Василисков В. Ф., 1974. Содержание ростовых веществ в растениях костра безостого, различающихся по способности к репродуктивному развитию в условиях Полярного Севера.—«Физиол. растений», 21, № 2, 351—358.
- Сабинин Д. А., 1963. Физиология развития растений. М.
- Стефанович Г. С., 1973. К вопросу о фотопериодических реакциях

коротко-длиннодневных растений.— В кн.: Прикладная ботаника и интродукция растений, 172—173. М.

Стефанович Г. С., 1975. К вопросу о длиннодневной фазе фотоперидической реакции костра безостого.— В сб.: Индукция цветения и морфогенез монокарпических побегов травянистых поликарпических растений, 87—93. Свердловск.

Чайлахян М. Х., Янина Л. А., Фролова И. А., 1970. Фотоперидическая и химическая регуляция цветения длинно-короткодневных видов.— «Физиол. растений», 17, № 2, 358—370.

Allard H. A., Evans M. W., 1941. Growth and flowering of some tame and wild grasses in response to different photoperiods.— „J. agr. Res.“, 62, N 3, 193—228.

Chouard P., 1957. La journée courte ou l'acide gibberellique comme succédanés du froid pour la vernalisation d'une plante vivace en rosette, le *Scabiosa succisa* L.— „C. r. Acad. Sci.“, 245, N 26, 2520—2522.

Evans L. T., 1964. Reproduction.— In: Grasses and grasslands. 126—153. London—Melbourne.

Gall J. F., 1947. Flowering of smooth brome grass under certain environmental conditions.— „Bot. Gaz.“, 109, N 1, 59—71.

Gott M. B., Gregory F. G., Purvis O. N., 1955. Studies in vernalization of cereals. XIII. Photoperiodic control of stages in flowering between initiation and ear formation in vernalised and unvernalsized Petkusvinter rye.— „Ann. Bot.“, 19, N 73, 87—126.

Klebs G., 1918. Über die Blütenbildung von *Sempervivum*.— „Flora“, 111—112, 128—151.

Kopetz L. M., 1956. Gibt es tagneutrale Pflanzen?— „Bodenkultur“, 8, N 4, 369—373.

Mac-Kay K. H., Dunn B. W., 1957. Crossing of smooth brome grass, *Bromus inermis* Leyss., in the greenhouse.— „Agron. J.“, 49, 359—362.

Mathon C. C., 1970. Nouveaux cas de reactions amphiphotoperiodiques.— „C. r. Soc. biol.“, 164, N 1, 169—172.

Mathon C. C., 1972—1973. Activite du service d'ecophysiologie (Biogeographie et ecologie du developpement).— In: U.E.R. de sciences Fondamentales et Appliquees de l'universite de Poitiers.

Mc Kinney H. H., Sando W. J., 1935. Earliness of sexual reproduction in wheat as influenced by temperature and light in relation to growth phases.— „J. agr. Res.“, 51, N 7, 621—641.

Newell L. C., 1951. Controlled life cycles of brome grass, *Bromus inermis* Leyss., used in improvement.— „Agron. J.“, 43, N 9, 417—424.

Sachs R. M., 1956. Floral initiation in *Cestrum nocturnum*. 1. Long-short-day Plant.— „Plant Physiol.“, 31, N 3, 185—192.

Sachs R. M., 1959. Dual day length requirements for floral induction.— In: Photoperiodism and related phenomena in plants and animals. W., 315—320.

Salisbury F. B., 1963. The flowering process (Internat. Ser. Monogr. pure and appl. biol. Div. Plant. physiol), 4, N 3.

Sprague V. G., 1948. The relation of Supplementary light and soil fertility to heading in the greenhouse of several perennial forage grasses.— „J. Amer. Soc. Agron.“, 40, N 2, 144—154.

Thomas R. G., 1961. Flower initiation in *Trifolium repens* L.: a short-long-day Plant.— „Nature“, 190, N 4781, 1130—1131.

Watkins J. M., 1940. The growth habits and chemical composition of *Bromus inermis* Leyss., as affected by different environmental condition.— „J. Amer. Soc. Agron.“, 32, N 7, 527—538.

Wellensiek S. J., 1960. Flower formation in *Campanula medium*.— „Meded. Landbouwhogeschool. Wageningen“, 60, N 7, 1—18.